

IMPORTANCIA DE LOS ELEMENTOS CLIMATICOS EN LA VARIACION FLORISTICA
TEMPORAL DE PASTIZALES SEMIDESERTICOS

GERARDO ARMANDO AGUADO SANTACRUZ
Campo Experimental "Vaquerías"-INIFAP/CIPAG-JALISCO
Apartado Postal 1
47540 Ojuelos, Jalisco

EDMUNDO GARCIA MOYA
Programa de Botánica, Instituto de Recursos Naturales
Colegio de Postgraduados
56230 Chapingo, México

CRUZ VELASCO GONZALEZ
Departamento de Sociología Rural
Universidad Autónoma Chapingo
56230 Chapingo, México

Y

JOSE LUIS FLORES FLORES
Programa de Botánica, Instituto de Recursos Naturales
Colegio de Postgraduados
56230 Chapingo, México

RESUMEN

Con base en una técnica multivariable de ordenación directa, Análisis Canónico Parcial de Correspondencia, se investigó en pastizales del noreste de Jalisco la relación de la variabilidad temporal en sus patrones de composición florística con los elementos climáticos, toda vez ajustados los efectos atribuibles a suelo y manejo. La ordenación mostró que la composición florística de las comunidades fue influenciada principalmente por la precipitación y la temperatura máxima estivales ($P=0.01$). La variabilidad atribuible al clima fue superior a la debida a la influencia del suelo. En general, las especies anuales registraron sus mayores abundancias en años lluviosos, mientras que las gramíneas perennes se encontraron mejor representadas bajo condiciones que pueden considerarse intermedias en términos de las variables climáticas evaluadas.

ABSTRACT

Using a multivariate direct ordination approach, Partial Canonical Correspondence Analysis, we investigated in semidesert grasslands of northeastern Jalisco the relationship of annual variation in community compositional patterns to weather dynamics, once the soil, management and time influences fitted. Temporal floristic variation patterns were mainly influenced by summer precipitation and summer

maximum temperature ($P=0.01$). Weather exerted a greater influence on floristic variation than soil. Annual species were abundant during rainy years, while perennial grasses optima were located at intermediate levels relative to the evaluated climatic factors.

INTRODUCCION

Dentro de los procesos de cambio que se presentan en la vegetación a través del tiempo pueden diferenciarse dos componentes básicos: uno de tipo cíclico y otro sucesional. En los cambios cíclicos tipos similares de vegetación se repiten en el mismo lugar en diferentes intervalos de tiempo como parte de la dinámica interna de la comunidad (Fowler, 1988; Maarel, 1988). Las fluctuaciones estacionales de la vegetación, como las que se presentan en las regiones secas, donde las plantas efímeras provocan marcados cambios en la vegetación por un corto período de tiempo después de la aparición de lluvias ocasionales, son consideradas como fenómenos cíclicos (Miles, 1987). Contrariamente, en los cambios sucesionales se presenta una alteración progresiva y direccional en la estructura y composición específica de la vegetación a través del tiempo (Grime, 1982). Los cambios cíclicos y sucesionales no muestran una separación clara, ya que se encuentran superpuestos dentro de la dinámica global de las comunidades vegetales en el tiempo, lo cual ha originado que las fluctuaciones cíclicas en la vegetación no pocas veces hayan sido confundidas o interpretadas como fenómenos sucesionales (e.g. Maarel, 1981). Los elementos climáticos ejercen una influencia determinante en ambos componentes de la dinámica de la vegetación siendo, sin embargo, más evidente su efecto sobre los cambios que se presentan anualmente (Miles, 1987).

El estudio de la influencia del clima en la vegetación ha sido abordado, principalmente, a través de metodologías estadísticas tradicionales que intentan explicar el comportamiento de una sola variable aleatoria (e.g. análisis de regresión simple o múltiple). Con base en este esquema de análisis univariable diversos estudios han demostrado, por ejemplo, la importante relación que los factores climáticos guardan con la productividad de los pastizales (Smoliak, 1956; Currie y Peterson, 1966; Shiflet y Dietz, 1974; Le Houérou y Hoste, 1977; Wisiol, 1984; Smoliak, 1986; Melvin et al., 1989).

El desarrollo de modernas técnicas de análisis ecológico permite orientar los estudios sobre la dinámica de comunidades desde una nueva perspectiva, examinando las relaciones especies-ambiente de una manera directa y considerando todas las especies simultáneamente, i.e., un análisis de gradiente directo enfocado bajo un esquema multivariable. Una de estas técnicas de ordenación denominada Análisis Canónico de Correspondencia (ACC) supone un modelo unimodal en la respuesta de las especies a los factores ambientales y genera un acomodo de las muestras y las especies a la luz de las variables ambientales consideradas (Ter Braak, 1986). Una modalidad de este método de ordenación desarrollada posteriormente, Análisis Canónico Parcial de Correspondencia (ACPC), permite adicionalmente, eliminar o reducir el efecto de covariables (Ter Braak, 1988a), entendidas éstas como fuentes de variación que, si bien afectan las relaciones especies-ambiente, no son de interés primario en un estudio particular, por lo que es deseable reducir o eliminar su influencia. Esta cualidad hace del Análisis Canónico Parcial de Correspondencia una técnica adecuada para el examen de datos obtenidos en parcelas permanentes (Ter Braak y Prentice, 1988).

En la presente investigación se utilizaron las cualidades de este método para estudiar, en pastizales semidesérticos del noreste de Jalisco, la relación de la dinámica de comunidades con el clima, toda vez ajustados posibles efectos de suelo y manejo.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

El trabajo se realizó dentro de la subprovincia fisiográfica de los Llanos de Ojuelos, al noreste de Jalisco (Fig. 1; Anónimo, 1981), en una zona donde el clima es del tipo $BS_1(k)w(e)g$ (Anónimo, 1970). Para la realización de la presente investigación se recurrió a información colectada en cuatro áreas de exclusión de una hectárea y en los potreros pastoreados aledaños. Las exclusiones muestran las particularidades siguientes:

Exclusión "Vaquerías".- Esta área de referencia se estableció a finales de 1979 en un pastizal abierto de altura mediana, donde los zacates *Bouteloua scorpioides* Lag. y *B. hirsuta* Lag. constituyen los elementos dominantes (Aguado, 1987). Contiene dos tratamientos de media hectárea, uno en el que por medio de alambre de púas se excluye al ganado doméstico, y otro en el que a través de una malla de alambre adicionalmente se impide el acceso de fauna menor (roedores y lagomorfos). El relieve es plano a ligeramente ondulado. El tipo de suelo predominante es un xerosol háplico de textura media, limitado por una fase dúrica a menos de 50 cm de profundidad (Anónimo, 1973a) y de origen aluvial (Anónimo, 1973b). Esta exclusión se localiza a 2200 m s.n.m. El potrero aledaño a ella se encuentra bajo condiciones de pastoreo moderado.

Exclusión "La Mesa".- Se instaló a finales de 1980 en un pastizal de altura mediana abierto dominado por los pastos *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag. ex Steud. y *B. scorpioides* (Aguado, 1987). Contiene los mismos dos tratamientos que la anterior área de referencia: a) exclusión de ganado y b) exclusión de ganado y fauna. Este sitio se encuentra sobre terrenos planos a ligeramente ondulados donde predomina el suelo phaeozem háplico de textura media. Existe además un lecho rocoso de 25 a 50 cm de profundidad (Anónimo, 1973c) de origen extrusivo ácido (Anónimo, 1973d). Comparativamente con los otros sitios esta exclusión se localiza a una altitud mayor: 2380 m s.n.m. El potrero adyacente a ella también se encuentra bajo pastoreo moderado.

Exclusión "La Colorada".- Se instaló a fines de 1979 en un pastizal invadido por arbustos como *Acacia schaffneri* (Wats.) Hermann, *Dalea bicolor* H. & B. (Lag.), *Mimosa biuncifera* Benth. y *Opuntia* spp., y subarbustos como *Haplopappus venetus* (H.B.K.) Blake, *Dalea lutea* (Cav.) Willd. y *Perymenium parvifolium* A. Gray, considerados indeseables en explotaciones bovinas bajo condiciones extensivas en el área de estudio. Además, en el estrato herbáceo predominan las gramíneas *Bouteloua scorpioides* y *Lycurus phleoides* H.B.K. (Aguado, 1987). En esta área, adicionalmente a los tratamientos ya mencionados para las dos exclusiones anteriores, se evalúa también el efecto de un control de especies arbustivas, con lo que se tiene un total de cuatro tratamientos: (1) exclusión de ganado, (2) exclusión de ganado + control de arbustos, (3) exclusión de ganado y fauna, y (4)

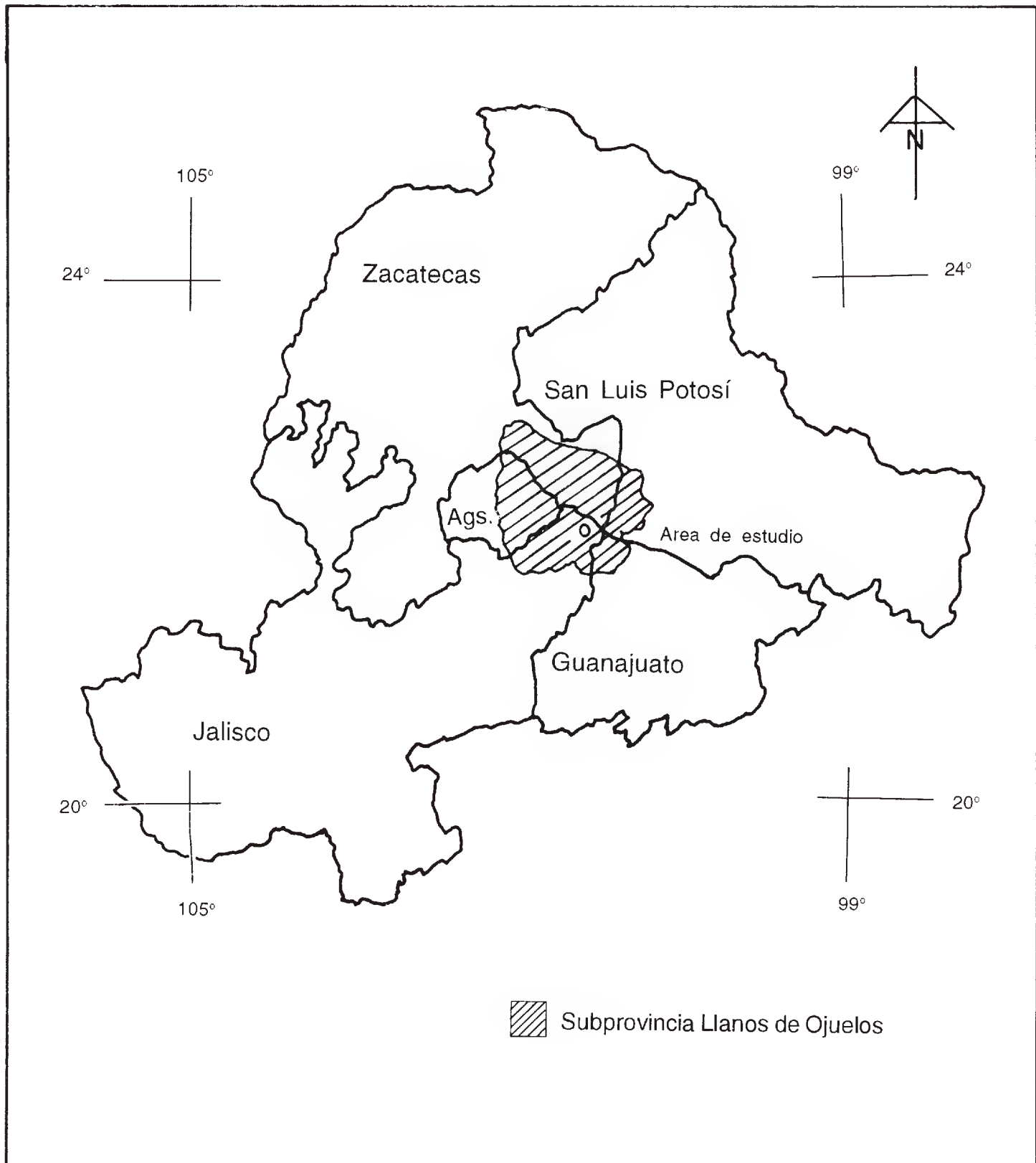


Fig. 1. Localización del área de estudio dentro de la subprovincia fisiográfica de los Llanos de Ojuelos, Jalisco.

exclusión de ganado y fauna + control de arbustos; el presente trabajo únicamente consideró el análisis de los tratamientos sin eliminación de arbustos. Este sitio se encuentra ubicado en las proximidades de una serranía, sobre un pie de monte con pendientes entre 8 y 20%, donde predomina un suelo de tipo fluvisol éutrico, de textura media, limitado

por una fase dúrica a menos de 50 cm de profundidad (Anónimo, 1973a) y de origen aluvial (Anónimo, 1973b). La altitud es de 2270 m s.n.m. El pastizal aledaño a esta exclusión está sometido a un pastoreo intenso.

Exclusión "La Presa".- Se estableció en 1980 en un pastizal de *Bouteloua gracilis-Aristida divaricata* H. & B. con una severa invasión de *Haplopappus venetus* (Aguado et al., 1989). El diseño de esta exclusión es el más simple de las cuatro, ya que únicamente se impide el acceso de ganado doméstico. El relieve es plano a ligeramente ondulado. El suelo es del tipo xerosol háplico, de textura media, limitado por una fase dúrica a menos de 50 cm de profundidad (Anónimo, 1973a) y de origen aluvial (Anónimo, 1973b). La altitud es de 2280 m s.n.m. De todos los sitios considerados en esta investigación, el pastizal aledaño a esta exclusión es el que muestra la condición más pobre debido al intenso pastoreo al que ha estado sometido.

Metodología

El presente trabajo cubrió tres aspectos esenciales en el estudio de la dinámica de comunidades: clima, vegetación y suelo.

Registros climáticos.- La información climática empleada se obtuvo de una caseta meteorológica localizada dentro del área de estudio, aproximadamente a 1 km de la exclusión "Vaquerías" y dentro del Campo Experimental "Vaquerías". La caseta se estableció en el año de 1979 y cuenta con registros diarios de temperatura (máxima, mínima y ambiental), precipitación, evaporación y dirección e intensidad del viento. En este trabajo se utilizaron solamente las tres primeras variables, a manera de promedios anuales y como promedios para la etapa de crecimiento de la vegetación la cual corresponde con la época de verano (junio a septiembre). Una consideración semejante en las variantes de los elementos climáticos a analizar fue hecha por Ter Braak (1988b), quién aplicó el ACC a los resultados de McKechnie et al. (1975) sobre variabilidad genética en colonias de una especie de lepidóptero.

Registros de la vegetación.- Entre 1980 y 1991, anualmente y durante los meses de septiembre-noviembre, se registró la cobertura vegetal en las diferentes exclusiones mediante el método de intercepción en línea (Canfield, 1941). Con este procedimiento se determina la intercepción a ras de suelo de las plantas herbáceas a lo largo de un cordel, sedal o línea, mientras que en el caso de las especies arbustivas y subarbustivas se mide el contacto al nivel del dosel. Posteriormente se establece la relación (en porcentaje) de las longitudes interceptadas por cada uno de los vegetales con la longitud total de la línea empleada. La cobertura o la superficie del suelo ocupado por las plantas, son los términos empleados por Canfield (1941) para designar esta medida. No obstante, bajo un criterio metodológico estricto, originalmente la línea de Canfield considera la medición de área basal (o diámetro basal) en plantas herbáceas y cobertura en especies de tipo arbóreo o arbustivo. Los transectos empleados en este estudio son permanentes, tienen 20 m de longitud y su número es variable para cada uno de los sitios; en "Vaquerías" y "La Presa"

se tienen 6 transectos por tratamiento, en "La Mesa" 4 y en "La Colorada" 3. El número de años para los que se cuenta con registros es también variable: 11 años para "Vaquerías" (1980 a 1991, excepto 1990), 8 para "La Mesa" (1983 a 1991, excepto 1990) y "La Colorada" (1980 a 1991, excepto 1981, 1982, 1983 y 1990) y sólo 2 para "La Presa" (1987 y 1991). En el análisis se incluyeron, asimismo, algunos registros de los pastizales pastoreados adyacentes a las exclusiones: "Vaquerías" (1980, 1982, 1983 y 1985), "La Mesa" (1985), "La Colorada" (1985) y "La Presa" (1987). Los transectos de los potreros pastoreados son también de 20 m de longitud y se encuentran en diferente número en cada sitio: 12 en "Vaquerías" y "La Presa", y 20 en "La Mesa" y "La Colorada".

Registros edáficos.- En el mes de junio de 1992 se llevó a cabo una descripción del perfil de los suelos en las áreas inmediatamente contiguas a las distintas exclusiones. Con base en esta descripción se procedió a determinar el número y tipo de muestras compuestas y submuestras a tomar dentro de cada uno de los tratamientos de las exclusiones. Las muestras fueron obtenidas por medio de una barrena tipo California e incluyeron indistintamente 1 kg de suelo. En las exclusiones "Vaquerías" y "La Mesa" cada una de las muestras compuestas consideró 5 submuestras/tratamiento por estrato, y en el caso de "La Colorada" y "La Presa", 3 y 10, respectivamente; para las áreas pastoreadas adyacentes a cada una de las exclusiones, las muestras fueron sencillas, tomándose el material directamente de los perfiles descritos. Así, se obtuvieron un total de 6 muestras para "Vaquerías", 9 para "La Mesa", 15 para "La Colorada" y 4 para "La Presa". A estas muestras se les midió el pH (Jackson, 1976), conductividad eléctrica (CE; Richards, 1973), materia orgánica (MO; Jackson, 1976), nitrógeno total (NT; calculado a partir de la materia orgánica), fósforo (P; Olsen y Dean, 1965) y potasio intercambiable (KI; Chapman, 1965). Además se les practicó un análisis de textura (Bouyoucos, 1962).

Análisis de la información

El análisis ordenatorio consideró la totalidad de los registros obtenidos en los diferentes sitios a lo largo del período de estudio (353 transectos), llevándose a cabo una relativización porcentual de los valores de cobertura previamente al procesamiento de los datos.

La información climática, edáfica y florística fue integrada en un Análisis Canónico Parcial de Correspondencia, a través del programa CANOCO (Ter Braak, 1988b; 1990), con el propósito de establecer la relación de los cambios observados en la vegetación con las variables climáticas consideradas, intentando, a la vez, reducir posibles efectos de suelo y manejo. De esta forma, los registros climáticos fueron utilizados como variables ambientales, mientras que las características físico-químicas de los dos primeros estratos del suelo y el manejo bajo el cual se encontraban los sitios (valores de 0 para exclusión, 1 para pastoreo moderado y 2 para pastoreo intenso) se introdujeron como covariables en el análisis de ordenación.

Para determinar la significancia estadística de los resultados se realizaron dos pruebas de permutación de Monte Carlo a través del propio programa CANOCO, una de ellas para el efecto global de las variables climáticas consideradas sobre las especies y otra para el primer eje canónico.

RESULTADOS

Con antelación al procesamiento de los datos, el programa CANOCO excluyó de la ordenación cuatro propiedades relacionadas con el segundo horizonte de los sitios, así como el manejo al cual se encontraban sujetos debido a efectos de multicolinealidad; la variable climática evaporación de la época de crecimiento (estival) también fue ignorada por observar poca variación.

Además, otras variables ambientales tuvieron que ser removidas intencionalmente debido a la presencia de fuertes correlaciones recíprocas. Este fue el caso de la precipitación en la época de crecimiento y la precipitación anual ($r= 0.9595$), eliminándose la segunda por exhibir una importancia relativamente menor. En forma definitiva, el análisis se basó en 4 variables ambientales (precipitación y temperatura máxima estivales, así como de temperatura máxima y evaporación anuales), 12 covariables (pH, CE, MO, NT, P, KI y porcentaje de arena del estrato 1; pH, CE, MO y porcentaje de arena del estrato 2; y profundidad del suelo de los sitios), 101 especies y 353 transectos.

Los valores característicos (Cuadro 1) mostraron que los gradientes recuperados fueron bastante cortos en comparación con los obtenidos en estudios que han empleado el ACC (cf. Ter Braak, 1986; Purata, 1986 en Ter Braak y Prentice, 1988; Cramer y Hytteborn, 1987; Avila, 1992). Sin embargo, si estos valores se equiparan con los determinados en una investigación enfocada bajo Análisis Canónico Parcial de Correspondencia (Ter Braak, 1988a), se presentan más largos. Tal circunstancia se debe a que parte de la información ya resulta explicada a través de los efectos que las propias covariables tienen en las variables de respuesta (especies).

Las correlaciones entre los ejes de las especies y los ejes de las variables climáticas fueron relativamente altas, especialmente para el primero (Cuadro 1).

Cuadro 1. Resumen del Análisis Canónico Parcial de Correspondencia generado por el programa CANOCO para la ordenación global de los sitios.

Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Valores característicos	0.335	0.050	0.020	0.015	6.666
Correlaciones especies-ambiente	0.852	0.531	0.394	0.371	
Porcentaje de la varianza acumulado					
en los datos de las especies	8.9	10.2	10.7	11.1	
en la relación especies-ambiente	79.7	91.6	96.4	100.0	
Suma de todos los valores característicos no restringidos (después del ajuste de covariables)					3.775
Suma de todos los valores característicos canónicos (después del ajuste de covariables)					0.420

Los porcentajes son tomados en relación con las varianzas residuales i.e. las varianzas después del ajuste de covariables.

La inercia total es una medida de la varianza total en los datos correspondientes a las especies (Ter Braak, 1990) y el mencionado Cuadro 1 revela que en el presente análisis su valor fue de 6.666. De este comportamiento en los datos, las variables climáticas explicaron por sí mismas 6.3%, mientras que las covariables determinaron un porcentaje mayor de la inercia (43.4). En suma, las variables explicatorias (ambientales + covariables) definieron 49.7% de la variación total; la parte restante (50.3%) no pudo ser explicada por los parámetros ambientales considerados en este estudio. La inercia en los datos relativos a las especies, después del ajuste de las covariables, fue de 3.775. De este valor residual, el primer eje justificó 0.335, i.e., 8.9%, lo cual representa 79.7% de la relación especies-ambiente explicada por las variables climáticas consideradas. El porcentaje de la varianza de la relación especies-ambiente que pudo ser definida hasta el segundo eje fue de 91.6%, lo cual indica que la mayor parte de la información se concentró tangiblemente sobre estos dos ejes (Cuadro 1). Aquí es importante mencionar que en análisis preliminares se evaluó explícitamente la importancia de los factores edáficos en la conformación de la estructura de la vegetación; la evaluación de su efecto en un aspecto temporal no fue posible, debido a la carencia de un registro cronológico secuencial de posibles cambios en el suelo (cf. Vasek y Lund, 1980; Dormaar et al., 1990). Así, pudo observarse que, en términos generales, la variación en los datos de las especies explicada por los factores climáticos fue superior (23.69%) al de los edáficos (19.01%).

De las correlaciones mostradas en el Cuadro 2 se puede inferir que el primer eje es, principalmente, un gradiente florístico generado en respuesta a los patrones de precipitación estival, mientras que el segundo se encuentra definido por las temperaturas máximas estivales. Este hecho fue evidente también en los diagramas de ordenación (Figs. 2 y 3), en los que los vectores que representan estos dos elementos climáticos son de una longitud mayor.

Cuadro 2. Coeficientes canónicos y correlaciones de las variables climáticas con los dos primeros ejes de ordenación (correlaciones intragrupo) y con las puntuaciones de las muestras (correlaciones intergrupo).

Variable	Coeficiente canónico		Correlación intragrupo		Correlación intergrupo	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
Temperatura máxima anual	0.50	-0.14	-0.09	-0.68	-0.07	-0.36
Evaporación anual	-0.07	1.02	-0.29	-0.18	-0.25	-0.10
Temperatura máxima estival	0.13	-1.94	-0.49	-0.73	-0.41	-0.39
Precipitación estival	1.29	-0.75	0.90	0.32	0.77	0.17

A medida que las variables ambientales se encuentran más correlacionadas con las covariables, los vectores que representan la importancia de las primeras se hacen más cortos, i.e., la mayor parte de la variación provocada por un factor ambiental determinado es ya explicada por las covariables. Los vectores no resultan afectados cuando las variables ambientales no están correlacionadas con las covariables, i.e., cuando las primeras aportan nueva información acerca del medio (Ter Braak, 1988b).

Fue notable la agrupación de los diferentes sitios en respuesta a las diferencias en las condiciones climáticas entre años (Fig. 2), con los registros tomados en los distintos sitios durante 1991, el año más lluvioso de todo el período de estudio (Cuadro 3), ubicados en la parte derecha del diagrama, cerca del extremo superior del vector que representa la precipitación estival. Esta relación fue especialmente importante para el sitio "La Presa", cuyos registros de 1987 y 1991 se ubicaron a ambos lados de este gradiente (PEX91 y PEX87). Una descripción similar se aplica al gradiente de temperaturas máximas estivales, con las muestras obtenidas durante los años más cálidos del lapso de estudio, 1982 y 1989 (Cuadro 3), localizándose en la parte inferior del diagrama del Análisis Canónico Parcial de Correspondencia, y aquellas tomadas en uno de los años más fríos (1984) en su parte superior (Fig. 2).

Una separación de muestras con relación al manejo de los pastizales fue evidente en el campo de ordenación. Así, para el sitio "Vaquerías" las muestras tomadas durante 1983 bajo condiciones de exclusión se mantuvieron alejadas de aquellas obtenidas bajo condiciones de pastoreo en este mismo año (VEX83 vs. VPA83; parte superior de la figura 2).

Destacó también el hecho de que para el sitio "La Colorada" los conglomerados de puntos que representan los dos tratamientos de las condiciones de exclusión (exclusión de ganado, CGA, y exclusión de ganado y fauna, CFA) permanecieran apartados dentro del campo de ordenación a través de los años; en el resto de los sitios estos puntos se mantuvieron juntos en la ordenación a través del tiempo (Fig. 2).

Las pruebas de permutación de Monte Carlo, global y del primer valor característico ($\lambda_1=0.134$), fueron significativas ($P=0.01$). En consecuencia, puede concluirse que la variación florística observada en los diferentes sitios a través del lapso de estudio considerado, toda vez ajustados los efectos atribuibles a factores de tipo edáfico y de manejo, se encuentra significativamente relacionada con las variables climáticas evaluadas, particularmente con la precipitación de la época de crecimiento.

Las especies que caracterizaron cada una de las condiciones climáticas en el tiempo se muestran en la figura 3. En la parte izquierda del gráfico se localizaron, principalmente, especies anuales, las cuales registraron sus mayores abundancias en los años con más cuantiosa precipitación estival: *Chloris virgata* Sw., *Cosmos parviflorus* (Jacq.) H.B.K., *Digitaria ternata* (Rich.) Stapf, *Physalis cordata* Mill., *Tagetes lunulata* Ort., *Verbena gracilis* Desf. y un musgo no identificado. Algunos elementos de tipo perenne también se encontraron dentro de este grupo: *Trisetum kochianum* Hernández T., *Cerdia congestiflora* Hemsl., *Cyperus seslerioides* H.B.K., *Eryngium heterophyllum* Engelm., *Gaura hexandra* Ort. y *Piqueria trinervia* Cav. En el extremo opuesto de este gradiente se ubicó *Ferocactus latispinus* (Haworth) Britton et Rose.

La correlación de las plantas con el vector de temperaturas máximas fue menos clara, con *Agrostis* sp. y *Solanum elaeagnifolium* Cav. en el extremo superior del gradiente, y *Buddleia scordioides* H.B.K., *Castilleja lithospermoides* H.B.K., *Gomphrena decumbens* Jacq. y *Stevia micrantha* Lag. en el inferior.

Ter Braak (1988a) señala que a medida que el Análisis Canónico de Correspondencia se aproxima al ajuste de superficies Gaussianas, las puntuaciones para las variables de respuesta representan aproximadamente los óptimos de estas superficies. El mismo autor refiere que las especies situadas en la mitad de los diagramas de ordenación tienen sus óptimos en niveles intermedios de las condiciones ambientales con-

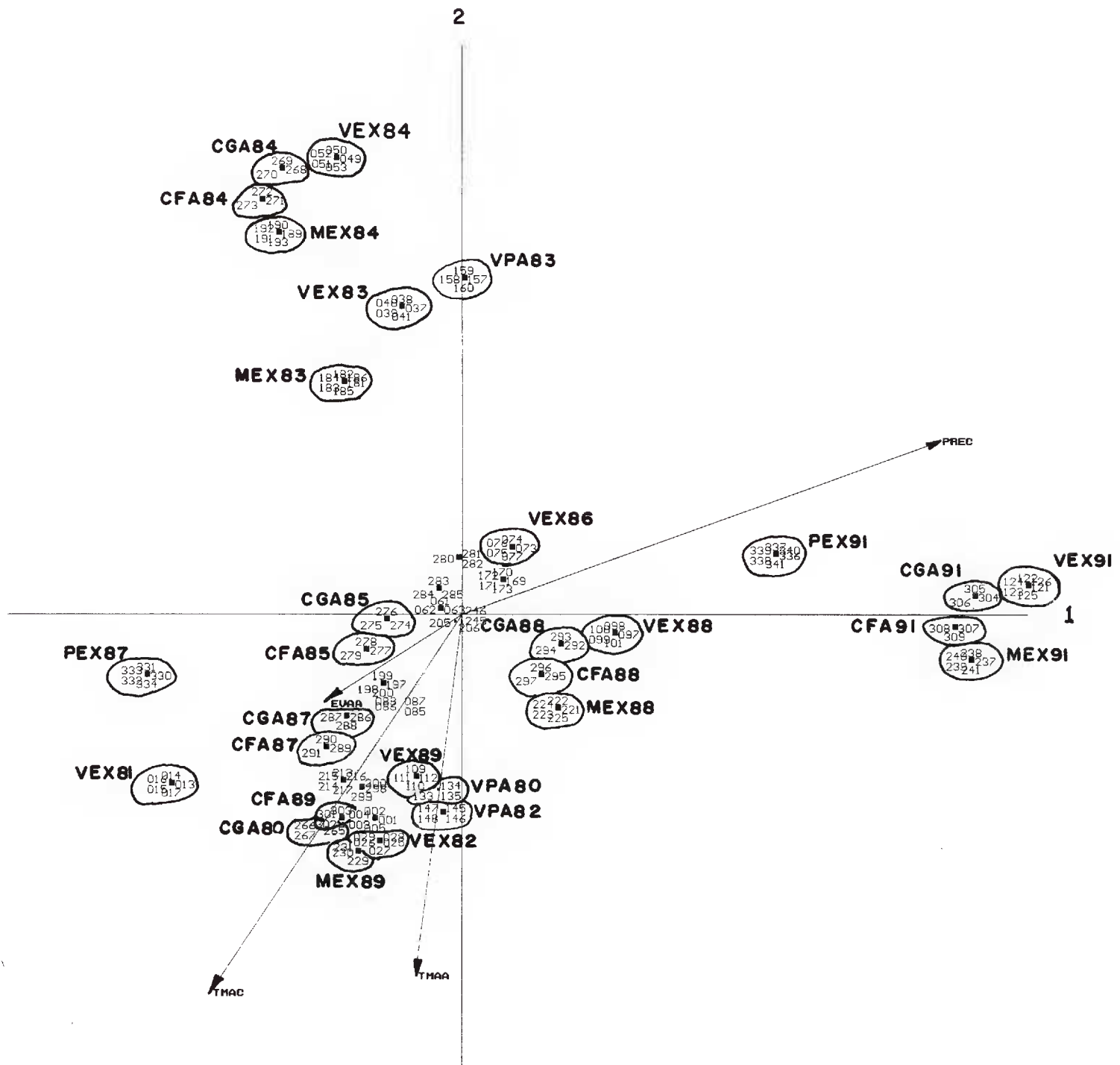


Fig. 2. Ordenación de los transectos a través del tiempo en relación con cuatro variables climáticas, precipitación de la época de crecimiento (PREC), temperatura máxima de la época de crecimiento (TMAC), temperatura máxima anual (TMAA) y evaporación anual (EVAA), basada en Análisis Canónico Parcial de Correspondencia. Las características edáficas y el manejo de los sitios fueron consideradas como covariables. Se muestran los dos primeros ejes de ordenación, etiquetándose algunos grupos de transectos conforme a los siguientes códigos. La primera letra corresponde al sitio (V, "Vaquerías"; M, "La Mesa"; C, "La Colorada"; y P, "La Presa"), la segunda y tercera, a las condiciones de manejo (EX, exclusión; PA, pastoreo). Los dígitos indican el año del muestreo. Únicamente para el sitio "La Colorada" se ha hecho una distinción adicional para la condición de exclusión al pastoreo, ya que los tratamientos exclusión de ganado (GA) y exclusión de ganado y fauna (FA) aparecen separados dentro del campo de ordenación.

Cuadro 3. Condiciones climáticas, en términos anuales y en la etapa de crecimiento (crec.) de la vegetación, a lo largo del estudio.

Años	Temp. máxima (°C)		Temp. mínima (°C)		Precipitación (mm)		Evaporación (mm)	
	anual	crec.	anual	crec.	anual	crec.	anual	crec.
1980	22.9	25.0	6.7	9.9	385.2	200.9	2366.9	881.2
1981	22.3	24.3	6.6	9.9	325.6	139.7	2111.8	705.8
1982	23.9	25.3	6.5	10.1	277.7	108.6	2400.0	870.3
1983	22.2	23.2	6.4	10.7	447.9	331.0	2315.3	711.1
1984	22.0	22.2	6.0	9.2	458.0	297.1	2109.5	630.8
1985	22.1	22.7	6.0	9.1	471.5	332.1	1922.3	608.3
1986	22.4	23.0	6.3	9.7	465.0	358.6	2121.9	655.1
1987	22.1	23.9	5.8	9.9	436.9	304.9	2210.9	737.7
1988	22.7	23.3	5.7	9.7	444.1	387.2	2146.7	692.8
1989	23.3	24.2	5.8	9.7	248.1	185.9	2164.6	746.0
1990	22.5	22.5	6.5	9.7	714.8	517.3	1912.1	606.2
1991	22.2	22.0	6.2	9.5	736.2	686.1	2051.7	577.2

sideradas, o bien, son indiferentes a ellas (Ter Braak, 1986). Una manera de evaluar estas dos posibilidades sería graficando los valores de abundancia de las especies en el diagrama de ordenación (Ter Braak, 1988a). En el presente estudio no se exploró esta posibilidad, sin embargo, en un análisis preliminar de la dinámica de la vegetación, se pudo observar que, al menos como grupo, las plantas anuales mostraron una respuesta positiva a valores altos de precipitación en la época de crecimiento. Este comportamiento de las especies en cuestión fue particularmente notorio en el año en el que se presentó la mayor precipitación de todo el período de estudio y se vio influenciado grandemente por el incremento en las poblaciones de un musgo no identificado. También en dicho examen se pudo apreciar que el comportamiento de las gramíneas (perennes, principalmente) en relación con los elementos climáticos parecería coincidir con, o reafirmar, su posición dentro del diagrama de ordenación como elementos con requerimientos intermedios de las condiciones ambientales evaluadas. Así, en congruencia, la mayoría de las gramíneas de tipo perenne se ubicaron en la porción central del diagrama de ordenación (Fig. 3). Entre ellas se encontraron *Bothriochloa barbinodis* (Lag.) Herter, *Aristida divaricata*, *Bouteloua gracilis*, *Bouteloua hirsuta*, *Buchloë dactyloides* (Nutt.) Engelm., *Panicum obtusum* H.B.K., *Schizachyrium hirtiflorum* Ness, *Muhlenbergia rigida* (H.B.K.) Kunth y *Microchloa kunthii* Desv.

Una aseveración semejante debiera trazarse con respecto a la posición de los arbustos dentro del diagrama, sin embargo, no ha sido evidente un aumento conspicuo en la densidad de estas plantas en el área de estudio, por lo que las fluctuaciones en su cobertura se relacionan básicamente con variaciones en su dosel, más que con procesos demográficos netos.

DISCUSION

Los resultados de la presente investigación prueban la importancia del clima, particularmente de la precipitación, en la variabilidad de los patrones de composición florística de las comunidades en el tiempo en pastizales del noreste de Jalisco.

Estudios anteriores sobre análisis de comunidades han puesto de manifiesto la importancia que juega el clima en las fluctuaciones florísticas. En Rusia, Nikolayevskaya (1949) interpretó cambios en la posición de sus sitios de estudio dentro del campo de ordenación en razón de las fluctuaciones climáticas. Bassett (1980) utilizando una técnica de ordenación indirecta fundamenta algunos de los resultados obtenidos en un estudio sobre sucesión vegetal en los patrones imperantes de la precipitación. Borchert et al. (1991) infieren que la ordenación de sus sitios (CCA) pudo ser influenciada por gradientes regionales de precipitación y temperatura. Sin embargo, estos trabajos no prueban explícita y directamente el papel que los elementos climáticos juegan en la variabilidad florística temporal de comunidades.

En el presente estudio especies básicamente de ciclo anual caracterizaron la porción superior del gradiente florístico generado principalmente por el comportamiento de los patrones de precipitación estival en el tiempo. Las plantas terófitas aprovechan los pocos períodos de precipitación favorable que se presentan en las zonas áridas incrementando notablemente sus poblaciones durante estos breves intervalos. Su germinación es controlada principalmente por la humedad del suelo y en menor grado por la temperatura (Tevis, 1958); la sobrevivencia de las plántulas también parece estar regulada por la humedad del suelo (Beatley, 1974).

Floret (1981) atribuyó principalmente a las especies anuales la gran variabilidad florística que se presentó entre años en su estudio; las fluctuaciones en la cobertura de estas plantas se vieron afectadas tanto por la cantidad como por la distribución estacional de la lluvia. Aronson y Shmida (1992) para elementos anuales en general, y Pitt y Heady (1978) para zacates anuales, también ilustran la respuesta positiva de este tipo de plantas a los años lluviosos.

Bassett (1980) encontró que los resultados obtenidos en su ordenación fueron influenciados grandemente por el comportamiento de plantas anuales, mientras que Borchert et al. (1991), utilizando el ACC, encontraron diferencias entre años en las puntuaciones obtenidas para sus parcelas de estudio; más que por marcadas fluctuaciones en la cobertura de las plantas dominantes, esta variación se vio afectada primordialmente por la presencia o ausencia de especies herbáceas (¿anuales?) con una cobertura menor de 1%.

En contraste con las plantas anuales, se encontró que las gramíneas perennes constituyeron los elementos vegetativamente persistentes de los pastizales estudiados. La abundancia de estas últimas se vio menos afectada por valores extremos en las variables climáticas. Anderson y Holte (1981) no encontraron una correlación clara entre los patrones de la precipitación y la tendencia global en la cobertura de zacates perennes. Consignan también incrementos en la cobertura de arbustos, atribuidos, principalmente a condiciones de humedad favorables. González et al. (1988) concluyen que en su estudio la cobertura basal de gramíneas no mostró una correlación evidente con la cantidad de precipitación recibida, presentándose un caso contrario con la cobertura de otras plantas herbáceas.

En contraste con los anteriores autores, Branson y Miller (1981) refieren una mejoría, en un intervalo de 16 años, en la cobertura de zacates perennes de un pastizal, la que interpretan en primer término como consecuencia de precipitaciones por arriba del promedio que se presentaron durante su lapso de estudio y, secundariamente, como resultado de prácticas de rehabilitación de las tierras. Resultados similares a los de Branson y Miller se mencionan por Olson et al. (1985).

Ya que aparentemente las poblaciones de roedores y lagomorfos no han mostrado aumentos notables en el sitio "La Colorada", la fuerte heterogeneidad espacial detectada en esta localidad a través de la separación de transectos dentro del campo de ordenación puede tener sus orígenes en la presencia de arbustos y el aporte de sedimentos procedentes de elevaciones aledañas.

Debido a su constancia y tamaño, los arbustos ejercen una fuerte influencia en la distribución espacial de los elementos del pastizal, fenómeno que se detecta con claridad mediante la técnica de muestreo utilizada. Estas plantas son muy abundantes en la localidad y al parecer no han incrementado conspicuamente en número dentro de la exclusión desde el establecimiento del experimento. Aún más, en el caso de *Acacia schaffneri*, el elemento dominante en éste y en muchos parajes de la zona de los Llanos de Ojuelos, los distintos individuos que se aprecian de esta planta parecen provenir de sólo unos cuantos progenitores, ya que aparentemente la especie posee la capacidad de reproducirse a partir de yemas vegetativas localizadas subterráneamente. Uno de los efectos más evidentes de la presencia de arbustos en la heterogeneidad espacial se encuentra relacionado con el aporte de mantillo. En comparación con las restantes exclusiones, "La Colorada" muestra la mayor acumulación de hojarasca (Aguado, 1987; Aguado et al., 1989), siendo muy importante la contribución de *Acacia schaffneri* en este sentido. Las zonas de acopio de materia vegetal se concentran especialmente bajo los individuos de dicho arbusto y son pocas las plantas que pueden desarrollarse en estos lugares, debido al efecto del grosor de la capa de materia orgánica y a la sombra creada por su dosel. Entre los escasos elementos que pueden soportar tales condiciones y cuyo desenvolvimiento se restringe casi exclusivamente a estas áreas de acumulación de materia orgánica se encuentran *Oxalis corniculata* L., *Selaginella rupincola* Underw., *Chenopodium graveolens* Willd. y *Montanoa leucantha* (Lag.) Blake. Otros efectos de los arbustos sobre la heterogeneidad espacial de las comunidades son menos obvios. García-Moya y McKell (1970) demostraron el resultado de la presencia de estas plantas sobre la distribución de nitrógeno en el suelo de una comunidad del desierto de Mohave. Tiedemann y Klemmedson (1973) observaron la notable acumulación de materia orgánica y de sales solubles que ocurre bajo el dosel de una especie de *Prosopis* comparada con la que se observaba en el suelo ubicado fuera de la influencia de la cobertura de esta planta. La presencia de compuestos alelopáticos que excretan ciertos arbustos juega asimismo un papel decisivo en el control de los patrones espaciales de la vegetación (Mueller, 1970).

Estudios en árboles también informan acerca de un posible papel de estas plantas sobre la estructura espacial de las comunidades (Zinke, 1962; Lodhi, 1977)

Un esquema distinto al empleado en la presente investigación fue considerado por Borchert et al. (1991), quienes al utilizar el ACC incluyeron la cobertura aérea dentro del grupo de las variables explicatorias a fin de considerar la influencia de estratos superiores sobre la variabilidad de la vegetación herbácea. En un examen preliminar con Análisis de

Correspondencia Desprovisto de Tendecia (ACD), realizado para observar las tendencias de variabilidad en la vegetación, se encontró una correlación altamente significativa ($r=0.40$) entre el primer eje de ordenación y la variable de cobertura aérea. Posteriormente, ya con el ACC, la eliminación de parcelas con una cobertura aérea menor de 50% redujo considerablemente la correlación de los ejes de ordenación con esta variable.

Igualmente importante en la heterogeneidad observada en "La Colorada" fue el aporte de sedimentos procedentes de elevaciones aledañas. Este hecho fue evidente en la colecta de las muestras de suelo y en la inclusión del porcentaje de arena dentro del conjunto de covariables importantes por el programa CANOCO en un análisis ordenatorio llevado a cabo separadamente para esta localidad.

LITERATURA CITADA

- Aguado, G. A. 1987. Cambios en la vegetación de áreas excluidas del pastoreo en los Llanos de Ojuelos. Tesis profesional. Departamento de Biología. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Aguascalientes. 126 pp.
- Aguado, G. A., M. Luna L. y R. A. Giner C. 1989. Respuesta de la vegetación y el suelo de un pastizal de los Llanos de Ojuelos al pastoreo inmoderado. *Revista Manejo de Pastizales* 1: 1-3.
- Anderson, J. E. y K. E. Holte. 1981. Vegetation development over 25 years without grazing on sagebrush-dominated rangeland in southeastern Idaho. *J. Range Manage.* 34: 25-29.
- Anónimo. 1970. Carta de climas 14Q-III Qro. Comisión de Estudios del Territorio Nacional y Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Anónimo. 1973a. Carta edafológica Ojuelos F-14-C-12 (1:50,000). Comisión de Estudios del Territorio Nacional. México, D.F.
- Anónimo. 1973b. Carta geológica Ojuelos F-14-C-12 (1:50,000). Comisión de Estudios del Territorio Nacional. México, D.F.
- Anónimo. 1973c. Carta edafológica Palo Alto F-14-C-11 (1:50,000). Comisión de Estudios del Territorio Nacional. México, D.F.
- Anónimo. 1973d. Carta geológica Palo Alto F-14-C-11 (1:50,000). Comisión de Estudios del Territorio Nacional. México, D.F.
- Anónimo. 1981. Síntesis geográfica de Jalisco. Secretaría de Programación y Presupuesto. Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática. México, D.F. 198 pp.
- Aronson, J. y A. Shmida. 1992. Plant species diversity along a Mediterranean-desert gradient and its correlation with interannual rainfall fluctuations. *J. Arid Env.* 23: 235-247.
- Avila, C. H. 1992. La estructura del bosque de oyamel (*Abies hickelii* Flous et Gausson) y su relación con factores ambientales físicos y antropógenas en el Pico de Orizaba, Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Botánica. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 116 pp.
- Bassett, P. A. 1980. Some effects of grazing on vegetation dynamics in the Camarge, France. *Vegetatio* 43: 173-184.
- Beatley, J. C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. *Ecology* 55: 856-863.
- Borchert, M., F. W. Davis y B. Allen-Díaz. 1991. Environmental relationships of herbs in blue oak (*Quercus douglasii*) woodlands of central coastal California. *Madroño* 38: 249-266.
- Bouyoucos, G. J. 1962. Hydrometer method improved for making particle size analysis of soil. *J. Agron.* 54: 464-465.
- Branson, F. A. y R. F. Miller. 1981. Effects of increased precipitation and grazing management on northeastern Montana rangelands. *J. Range Manage.* 34: 3-10.
- Canfield, R. H. 1941. Application of the line interception method in sampling range vegetation. *J. Forestry* 34: 388-394.

- Chapman, H. D. 1965. Cation exchange capacity. In: Black, C.A. (ed.). *Methods of soil analysis*. Am. Soc. of Agron. Madison. pp. 891-901.
- Cramer, W. y H. Hytteborn. 1987. The separation of fluctuation and long-term change in the vegetation dynamics of a rising sea-shore. *Vegetatio* 69: 157-167.
- Currie, P. O. y G. Peterson. 1966. Using growing season precipitation to predict crested wheatgrass yields. *J. Range Manage.* 19: 248-288.
- Dormaar, J. F., S. Smoliak y W. D. Willms. 1990. Soil chemical properties during succession from abandoned cropland to native range. *J. Range Manage.* 43: 260-265.
- Floret, C. 1981. The effects of protection on steppic vegetation in the Mediterranean arid zone of southern Tunisia. *Vegetatio* 46: 117-129.
- Fowler, N. 1988. The effects of environmental heterogeneity in space and time on the regulation of populations and communities. In: David, A. J., M. J. Hutchings y A. R. Watkinson (eds.). *Plant population ecology*. Blackwell. Oxford. pp. 249-269.
- García-Moya, E. y C. M. McKell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* 51:81-88.
- González, R. I., R. Jalavera y J. G. Ochoa. 1988. Respuesta de la vegetación herbácea en un pastizal mediano arborescente a la exclusión de bovinos en el norte de Durango. *Revista Manejo de Pastizales* 1: 15-21.
- Grime, J. P. 1982. *Estrategias de adaptación de las plantas*. Limusa. México, D.F. 291 pp.
- Jackson, M. L. 1976. *Análisis químico de suelos*. 3a. ed. Omega. Barcelona. 662 pp.
- Le Houérou, H. N. y C. H. Hoste. 1977. Rangeland production and annual rainfall relations in the mediterranean basin and in the African Sahelo-Sudanian Zone. *J. Range Manage.* 30: 181-189.
- Lodhi, M. A. K. 1977. The influence and comparison of individual forest trees on soil properties and possible inhibition of nitrification due to intact vegetation. *Amer. J. Bot.* 64:260-264.
- Maarel, E. van der. 1981. Fluctuations in a coastal dune grassland due to fluctuations in rainfall: Experimental evidence. *Vegetatio* 47: 259-256.
- Maarel, E. van der. 1988. Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio* 77:7-19.
- McKechnie, S. W., P. R. Ehrlich y R. R. White. 1975. Populations genetics of *Euphydryas* butterflies. I. Genetic variation and the neutrality hypothesis. *Genetics* 81: 571-594.
- Melvin, R. G., W. A. Williams, N. K. McDougald, W. J. Clawson y A. H. Murphy. 1989. Predicting peak standing crop on annual range using weather variables. *J. Range Manage.* 42: 508-513.
- Miles, J. 1987. Vegetation succession: past and present perceptions. In: Gray, A. J., M. J. Crawley y P. J. Edwards (eds.). *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific. Oxford. pp. 1-29.
- Mueller, C. H. 1970. Phytotoxins as plant habitat variables. *Rec. Adv. Phytochem.* 3: 105-121.
- Nikolayevskaya, M. V. 1949. Dinámica de la cubierta vegetal de la Reserva de Voronezh (en ruso). *Nauchno-Metod. Zapiski Glavn. Uprav. po Zapovednikam* 12: 126-135.
- Olsen, S. R. y L. A. Dean. 1965. Phosphorus. In: Black, C.A. (ed.). *Methods of soil analysis*. Am. Soc. of Agron. Madison. pp. 1035-1049.
- Olson, K. C., R. S. White y B. W. Sindelar. 1985. Response of vegetation of the northern Great Plains to the precipitation amount and grazing intensity. *J. Range Manage.* 38: 357-361.
- Pitt, M. D. y H. F. Heady. 1978. Responses of annual vegetation to temperature and rainfall patterns in northern California. *Ecology* 59: 336-350.
- Richards, L. A. 1973. *Diagnóstico y rehabilitación de suelos salinos y sódicos*. 6a ed. Limusa. México, D.F. 172 pp.
- Shiflet, T. N. y H. E. Dietz. 1974. Relationship between precipitation and annual rangeland herbage production in southeastern Kansas. *J. Range Manage.* 27: 272-276.
- Smoliak, S. 1956. Influence of climatic conditions on forage production of shortgrass rangeland. *J. Range Manage.* 9: 89-91.
- Smoliak, S. 1986. Influence of climatic conditions on production of *Stipa-Bouteloua* prairie over a 50-year period. *J. Range Manage.* 39: 100-103.

- Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- Ter Braak, C. J. F. 1988a. Partial canonical correspondence analysis. In: Bock, H.H. (ed.). *Classification and related methods of data analysis*. Elsevier Sc. Pub. B.V. (North-Holland). Amsterdam. pp. 551-558.
- Ter Braak, C. J. F. 1988b. CANOCO-A FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 3.1). TNO Inst. Appl. Comp. Sci., Stat. Dept. Wageningen. 95 pp.
- Ter Braak, C. J. F. 1990. Update Notes: CANOCO version 3.10. Agricultural Mathematics Group. Wageningen. 35 pp.
- Ter Braak, C. J. F. e I. C. Prentice. 1988. A theory of gradient analysis. *Adv. Ecol. Res.* 18: 271-317.
- Tevis, L., Jr. 1958. Germination and growth of ephemerals induced by sprinkling a sandy desert. *Ecology* 39: 681-687.
- Tiedemann, A. R. y J. O. Klemmedson. 1973. Nutrient availability in desert grassland soils under mesquite (*Prosopis juliflora*) trees and adjacent open areas. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 37:107-111.
- Vasek, F. C. y L. J. Lund. 1980. Soil characteristics associated with a primary plant succession on a Mojave Desert dry lake. *Ecology* 61: 1013-1018.
- Wisoił, K. 1984. Estimating grazingland yield from commonly available data. *J. Range Manage.* 37: 471-475.
- Zinke, P. J. 1962. The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology* 43: 130-133.